

不同虫态及虫龄大草蛉与七星瓢虫之间的集团内互作

阿力甫·那思尔^{1,2}, 艾山·阿布都热依木², 孟 玲¹, 李保平^{1,*}

(1. 南京农业大学植物保护学院, 农作物生物灾害综合治理教育部重点实验室, 南京 210095;

2. 新疆师范大学生命科学学院, 乌鲁木齐 830054)

摘要:【目的】为明确新疆棉田棉蚜 *Aphis gossypii* 捕食性天敌之间的集团内捕食效应及其对蚜虫数量的控制作用。【方法】本研究以优势天敌昆虫大草蛉 *Chrysopa pallens* 和七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* 为对象, 以棉蚜为猎物, 在温室中利用盆栽棉花, 首先观察了 2 种天敌昆虫之间各虫态及虫龄配对的 19 个处理在无蚜植株上共存 24 h 后的存活数, 然后观察了 2 种天敌昆虫配对处理下棉苗上棉蚜数量随时间的变化趋势。【结果】在无蚜棉株上 2 种捕食性天敌昆虫共存 24 h 后的存活结果表明: (1) 在发育阶段相同的配对组合中, 若是成虫则均存活, 若是 1 龄幼虫则大草蛉存活较多, 若是末龄幼虫则七星瓢虫存活较多; (2) 在有卵的组配中, 除七星瓢虫卵不被大草蛉成虫所捕食外, 其他 5 个组配处理中卵均被捕食; (3) 在有蛹的配对组合中, 除七星瓢虫蛹被大草蛉末龄幼虫捕食外, 其他处理下蛹均不被捕食; (4) 在成虫与幼虫的配对组合中, 七星瓢虫成虫捕食较多的大草蛉 1 龄幼虫, 但不捕食大草蛉末龄幼虫, 而大草蛉成虫与七星瓢虫 1 龄或末龄幼虫之间不发生捕食; (5) 在不同龄期幼虫的配对组合中, 大草蛉末龄幼虫捕食七星瓢虫 1 龄幼虫, 而七星瓢虫末龄幼虫捕食大草蛉 1 龄幼虫。在有蚜植株上 2 种捕食性天敌共存对棉蚜数量具有不同的控制作用: (1) 2 种捕食昆虫的幼虫各自单独存在(对照)下, 蚜虫密度随时间而降低; (2) 大草蛉幼虫与七星瓢虫幼虫或成虫配对处理下, 棉蚜密度随时间而增大; (3) 大草蛉成虫与七星瓢虫幼虫或成虫配对处理下, 棉蚜密度随时间而减小。【结论】研究结果说明, 大草蛉与七星瓢虫之间存在集团内捕食, 但 2 种天敌共存对棉蚜的控制作用取决于大草蛉虫态, 若大草蛉为幼虫, 可使蚜虫密度增大, 若为成虫, 则使蚜虫密度减小。

关键词: 大草蛉; 七星瓢虫; 棉蚜; 捕食者-猎物互作; 集团内捕食; 食蚜天敌

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2015)09-0997-08

Intraguild interactions between *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) and *Chrysopa pallens* (Neuroptera: Chrysopidae) at different life stages

NASER Alipu^{1,2}, HASAN Abdirehim², MENG Ling¹, LI Bao-Ping^{1,*} (1. Key Laboratory of Integrated Management of Crop Diseases and Pests of Ministry of Education, College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095; 2. School of Life Science, Xinjiang Normal University, Wulumuqi 830054, China)

Abstract: 【Aim】 This study aims to investigate intra-guild predation in aphidophagous predaceous insects and their control effects of the cotton aphid, *Aphis gossypii*, in Xinjiang, West China. 【Methods】 We conducted experiments in greenhouse to examine intraguild predation between the seven-spotted ladybird beetle, *Coccinella septempunctata*, and the green lacewing, *Chrysopa pallens*, by pairing them at different life stages on potted cotton seedlings in the absence of the prey aphid *A. gossypii*. In addition, we manipulated the two predators at larval and adult stages as pairing treatments to investigate their effects on *A. gossypii* density on potted cotton seedlings. 【Results】 In the absence of aphids, intraguild predation

基金项目: 国家自然科学基金项目(30960055); 国家公益性行业(农业)科研专项(201103002)

作者简介: 阿里甫·那思尔, 男, 1965 年 5 月生, 新疆乌鲁木齐人, 博士, 副教授, 研究方向为害虫天敌生物学, E-mail: alip@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: lbp@njau.edu.cn

收稿日期 Received: 2015-03-03; 接受日期 Accepted: 2015-06-05

between two predators on cotton plants for 24 h showed the following results. In pairing treatments of two predators at comparable life stages, no intraguild predation occurred at adult stage; *Ch. pallens* survived more than *C. septempunctata* at the 1st larval instar; but *C. septempunctata* survived more than *Ch. pallens* at the last larval instars. In pairing treatments involved with eggs, the eggs were preyed on in all pairings except that *C. septempunctata* eggs were not preyed on by *Ch. pallens* adults. In pairing treatments including pupae, the pupae were not preyed on except that *C. septempunctata* pupae were preyed on by the last instar larvae of *Ch. pallens*. In pairing treatments between larvae and adults, *C. septempunctata* adults preyed on the 1st instar larvae of *Ch. pallens*, but not on the last instar larvae, and no intraguild predation occurred between *Ch. pallens* adults and the 1st instar or 4th instar larvae of *C. septempunctata*. In pairing treatments between different instar larvae, the last instar larvae of *Ch. pallens* preyed on the 1st instar larvae of *C. septempunctata* but its 1st instar larvae was preyed on by the 4th instar larvae of *C. septempunctata*. Experiments to examine effects on *A. gossypii* density of the two predator pairings showed that whereas two predator larvae each alone decreased *A. gossypii* density, pairing treatments between *Ch. pallens* larvae and either *C. septempunctata* larvae or adults increased the aphid density, but pairing treatments between *Ch. pallens* adults and either *C. septempunctata* larvae or adults caused the decrease of aphid density. 【Conclusion】 The results suggest that intraguild predation occurs between *Ch. pallens* and *C. septempunctata*, but their combined effects on aphid density may depend on *Ch. pallens* life stages involved, decreasing aphid density at the adult stage but increasing it at the larval stage.

Key words: *Chrysopa pallens*; *Coccinella septempunctata*; *Aphis gossypii*; predator-prey interaction; intra-guild predation; aphidophagous guilds

集团内捕食 (intra-guild predation) 泛指发生在具有相同猎物的两种肉食者 (捕食性和寄生性生物) 之间的捕食现象 (Polis *et al.*, 1989), 通常把该猎物称为“集团外猎物”或“共有猎物”, 把其中一种捕食者称为“集团内捕食者”、另一捕食者为“集团内猎物”。一般认为集团内捕食现象广泛存在于害虫的天敌群落中 (Rosenheim *et al.*, 1995)。关于集团内捕食在群落中是否稳定及其在抑制植食性害虫中是否具有干扰效应的争论, 一直是群落生态学理论和害虫生物防治应用的重要问题。有些学者认为, 集团内捕食者之间相互干扰对食蚜天敌的控害作用具有破坏性, 如瓢虫干扰搜寻寄主的蚜茧蜂或取食被寄生的蚜虫 (Dixon, 2000)。但一些实验研究发现, 集团内捕食存在仍然可有效控制害虫, 例如, 异色瓢虫 *Harmonia axyridis* 可与短翅蚜小蜂 *Aphelinus asychis* 互补协调控制田间大戟长管蚜 *Macrosiphum euphorbiae* (Snyder *et al.*, 2004)。有研究认为, 集团内捕食在野外开放环境内对生物防治效果没有明显影响 (Colfer and Rosenheim, 2001)。对此, 有些学者指出, 集团内捕食可能仅发生在那些时、空受限的环境中, 而在开放的环境下不那么重要 (Yano, 2006; Kindlmann and Houdkovv, 2006; Janssen *et al.*, 2007)。

食蚜天敌中广泛存在集团内捕食现象 (Lucas, 2005; Hemptinne *et al.*, 2012), 但关于决定集团内地位 (捕食者或猎物) 的因素有多个假说。“时空生境假说” (temporal-spatial habitat hypothesis) 认为, 自然环境的时、空异质性生成的复杂环境, 可使上层捕食者对中层捕食者的作用减弱 (Amarasekare, 2007; Janssen *et al.*, 2007); “发育期假说” (developmental stage hypothesis) 认为, 发育阶段起主要作用, 后一虫态捕食前一虫态, 高龄幼虫捕食低龄幼虫 (Lucas, 2005); “物种身份假说” (species identity hypothesis) 认为, 物种的生物学特性, 如防卫能力、攻击性等起主要作用 (Straub *et al.*, 2006)。可见, 许多因素可影响集团内捕食结果。

国内有关害虫天敌之间集团内捕食的研究较少 (马克争等, 2004; 杨帆等, 2014)。王甦等 (2012) 在室内对 3 种瓢虫的 1 龄幼虫对其卵及 4 龄幼虫之间互残现象进行了观察; 彭勇强等 (2013) 在室内对 2 种捕食性植绥螨的集团内捕食效应进行了观察; 阿力甫等 (2014) 对多异瓢虫 *Hippodamia variegata* 与七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* 和大草蛉 *Chrysopa pallens* 不同虫态间集团内捕食效应进行了研究。为科学评价天敌之间的互作效应, 有必要对害虫的天敌之间集团

内捕食现象开展更多的研究。

棉蚜 *Aphis gossypii* 是新疆棉花种植业的重要威胁之一(郑成锐和刘小英, 1997; 李号宾等, 2008)。自上世纪 70 年代以来对新疆棉蚜天敌进行了大量的研究(杨海峰等, 1986; 李保平和唐小海, 1998; 郭文超等, 2000; 杨海峰等, 2001; 李号宾等, 2008; 王伟等, 2009), 但往往集中于大田调查天敌群落的组成、优势种数量变化的季节规律等, 少有关关注天敌的种间互作问题, 直到最近才有对瓢虫之间、瓢虫与草蛉间集团内捕食效应的研究报道(阿力甫等, 2014)。

对集团内捕食的研究多在室内的养虫盒中进行实验, 所得结果往往与大田实际相差较远。如何在营养层间生物互作研究中考虑更多的生态学实际, 是当前国际学界面临的重要挑战(Harvey *et al.*, 2015)。本研究以北疆棉田棉蚜的优势捕食性天敌大草蛉和七星瓢虫为对象, 为明确两种天敌间的集团内捕食是否干扰对棉蚜的控制效应, 在温室中利用盆栽棉花进行实验, 首先测定了不同虫态及虫龄的 2 种捕食性昆虫之间在无蚜虫情况下的集团内捕食效应, 然后观察了这 2 种天敌不同初始组合处理下棉蚜数量随时间的变化趋势, 以期评价、保护和利用天敌防治棉田棉蚜为害提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 实验昆虫和寄主植物

棉蚜、大草蛉和七星瓢虫采自乌鲁木齐市郊棉田(43.8°N, 87.6°E), 棉花品种为北疆主栽的“新陆早 1 号”。采集带有棉蚜的叶片, 将叶片上的棉蚜用干净毛笔移在室内盆栽棉花上, 待产生若蚜时立即把产出的若蚜移在另外的盆栽棉花苗上。大草蛉和七星瓢虫采回后在接有棉蚜的盆栽棉花植物上于温室内饲养(温度 23℃ ~ 28℃, 相对湿度 35% ~ 55%, 夏季自然光周期), 建立繁殖系。为增加捕食者的捕食动机, 供试前 24 h 采集试虫放在试管中, 不提供猎物。供试盆栽棉苗株型结构简单, 高约 25 cm, 生有 4 片真叶。所有接虫的盆栽棉苗均置于沙网罩笼中。

1.2 大草蛉与七星瓢虫间的集团内捕食效应

为尽可能模拟野外实际, 本实验在温室内盆栽棉花上进行。为评价 2 种捕食性天敌的集团内捕食效应, 将该 2 种昆虫的卵、低龄幼虫、末龄幼虫、蛹和

成虫组合配对成 19 个处理, 包括: 大草蛉成虫分别与七星瓢虫卵、1 龄幼虫、末龄(4 龄)幼虫、蛹和成虫配对, 七星瓢虫成虫分别与大草蛉卵、1 龄幼虫、末龄(3 龄)幼虫、蛹和成虫配对; 大草蛉 1 龄幼虫分别与七星瓢虫卵、1 龄和末龄幼虫配对, 七星瓢虫 1 龄幼虫分别与大草蛉卵、1 龄和末龄幼虫配对; 大草蛉末龄幼虫与七星瓢虫末龄幼虫配对。由于在 24 h 内试虫自然死亡的概率很低, 而且种内同虫态(龄)之间几乎不发生自相残杀, 故可忽略观测期间的非捕食死亡, 从而无需设置 2 种天敌单独存在的对照进行校正。卵、蛹选择 24 h 内所(孵)化的虫态供试, 幼虫选 1 龄末和末龄(七星瓢虫 4 龄、大草蛉 3 龄), 成虫为 24 h 内羽化、群集交配、尚未产卵的成虫。选择生长健康、干净无虫的棉苗(高约 25 cm, 4 片真叶)置于罩笼(35 cm × 28 cm × 40 cm)内, 然后将处理组合的 2 种昆虫各 30 头释放在上部叶片上, 于 24 h 后检查棉株, 计数剩余的昆虫。试验在温室中进行(温度 23℃ ~ 28℃, 相对湿度 35% ~ 55%, 夏季自然光周期)。每处理重复 5 次。

1.3 大草蛉与七星瓢虫组合对棉蚜种群的控制效应

为揭示 2 种捕食性天敌的幼虫之间、幼虫与成虫之间组配对棉蚜数量的联合控制作用, 设置以下 7 个处理: ① 无捕食性天敌(空白对照); ② 10 头大草蛉 2 龄幼虫(非集团内捕食对照); ③ 10 头七星瓢虫 2 龄幼虫(非集团内捕食对照); ④ 10 头大草蛉 2 龄幼虫 + 10 头七星瓢虫 2 龄幼虫; ⑤ 10 头大草蛉 2 龄幼虫 + 3 头七星瓢虫成虫; ⑥ 3 头大草蛉成虫 + 10 头七星瓢虫 2 龄幼虫; ⑦ 3 头大草蛉成虫 + 3 头七星瓢虫成虫。鉴于在自然界成虫数量通常远少于幼虫, 故采用幼虫与成虫非等量配对; 在设置非集团内捕食对照时, 仅设立了 2 种捕食者幼虫单独存在的对照, 而未设置 2 种捕食者成虫单独存在的对照, 因为成虫单独存在时常常在植物上产卵, 导致观察期内子代幼虫数量大增, 常将蚜虫捕食殆尽。而成虫与其他捕食者共存时很少产卵, 因为食蚜捕食性昆虫成虫常避免在同类存在的小生境中产卵, 以防被捕食(Griffen and Yeargan, 2002; Seagraves, 2009)。没有成虫单独存在作为非集团内捕食对照, 会影响对成虫配对处理的协同控蚜作用进行直接估计, 因此, 只能进行间接推测(详见“讨论”)。首先, 接种棉蚜产卵于母若干头到笼罩(20 cm × 20 cm × 40 cm)内的盆栽棉株(高约 25 cm, 4 片真叶

期)的各个叶片上,于1 d后繁殖大约30~40头时释放捕食性昆虫,前2 d每天检查1次捕食者数量,如发现死亡,及时补足;每天调查1次棉蚜数量,共调查9次后终止实验。实验在温室中(温度为 $25^{\circ}\text{C}\pm1^{\circ}\text{C}$,相对湿度为70%~80%,自然光照)进行。每处理重复5次。

1.4 数据分析

在观察集团内捕食效应实验中,鉴于2种捕食性天敌共处于同一小生境,其存活数据不完全独立,故采用非参数 Wilcoxon 配对符号秩测验比较差异显著性;存活数据用中位值 \pm 极差表示。鉴于棉蚜密度为整数数据,用负二项分布模型拟合不同捕食性天敌组合处理下棉蚜密度随时间变化的变化趋势。数据用 R 软件分析(R Core Team, 2014)。

2 结果

2.1 在无蚜虫环境中大草蛉和七星瓢虫间的集团内捕食效应

在大草蛉与七星瓢虫同一发育阶段的成虫之

间、初龄幼虫之间以及末龄幼虫之间组配处理下,2种捕食性天敌的存活与其虫龄有关:低龄幼虫的组配下大草蛉存活较多(图1:A),末龄幼虫组配下七星瓢虫存活较多(图1:B),而成虫的组配下几乎都存活(图1:C)。在2种捕食性昆虫的幼虫或成虫与卵组配处理下,除七星瓢虫卵不为大草蛉成虫捕食外(图2:A),其他5个组配处理中,卵均被幼虫或成虫捕食(图2:B~F)。在2种天敌的成虫或幼虫与蛹组配处理下,只有大草蛉末龄(3龄)幼虫捕食七星瓢虫蛹(图3:A),其他处理的幼虫或成虫均不捕食蛹:大草蛉成虫不捕食七星瓢虫蛹(图3:B,C);七星瓢虫末龄(4龄)幼虫和成虫均不捕食大草蛉蛹(图3:D,E)。在2种天敌的成虫与幼虫组配下,七星瓢虫成虫捕食较多的大草蛉1龄幼虫(图4:A),但不捕食大草蛉末龄幼虫(图4:B),大草蛉成虫与七星瓢虫1龄或末龄幼虫之间,没有捕食发生(图4:C,D);在不同龄期幼虫组配处理下,大草蛉末龄幼虫捕食较多的七星瓢虫1龄幼虫(图4:E),而七星瓢虫末龄幼虫捕食较多的大草蛉1龄幼虫(图4:F)。

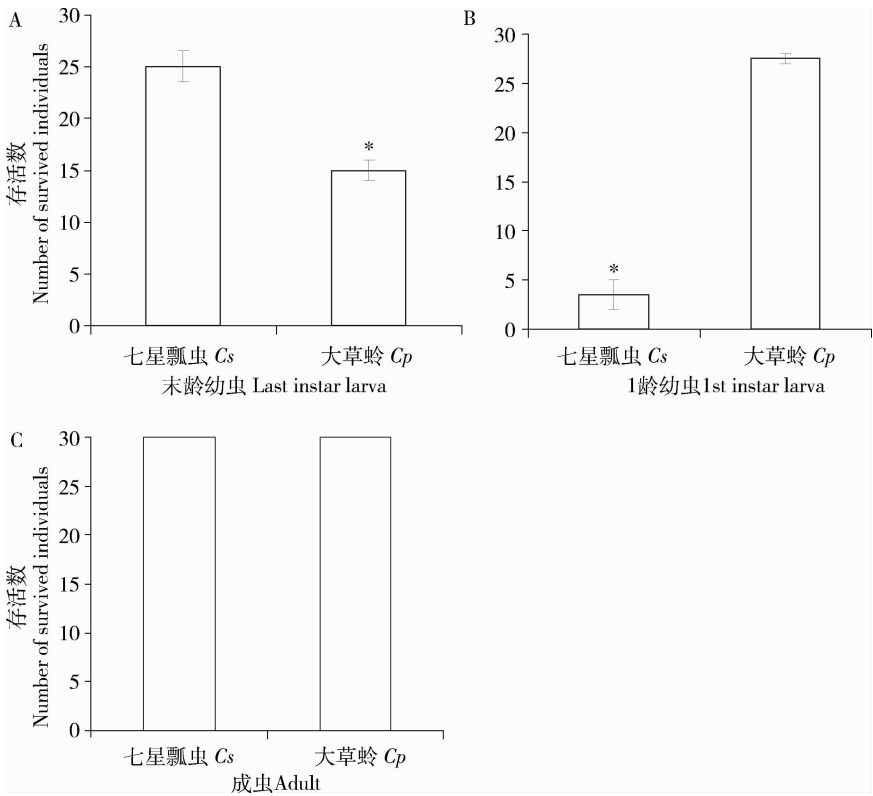


图1 相同发育阶段七星瓢虫与大草蛉之间的集团内捕食

Fig. 1 Intraguild predation between *Coccinella septempunctata* (Cs) and *Chrysopa pallens* (Cp) at comparable life stages
图柱代表中位值,短柄代表极差;星号代表存在5%概率水平的差异显著(经连续性校正的非参数双尾 Wilcoxon 配对符号秩检验)。下图同。
Columns and bars are median and range. The asterisk indicates a significant difference at the 5% probability by non-parametric two-tailed Wilcoxon signed rank test for paired data with continuity correction. The same for the following figures.

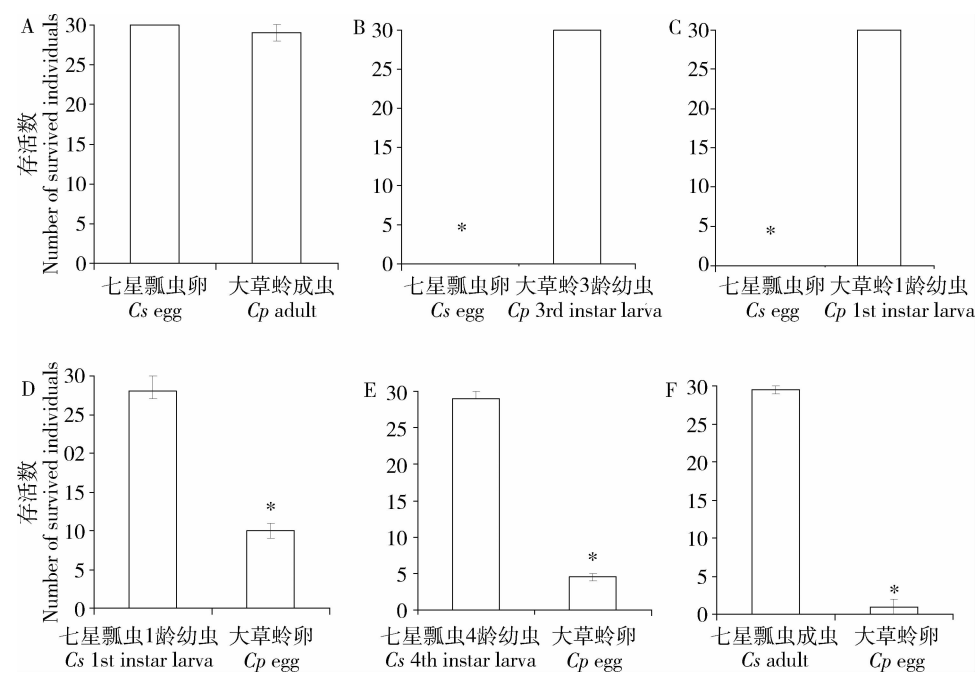


图 2 七星瓢虫与大草蛉之间对卵的集团内捕食

Fig. 2 Intraguild predation on eggs between *Coccinella septempunctata* (Cs) and *Chrysopa pallens* (Cp)

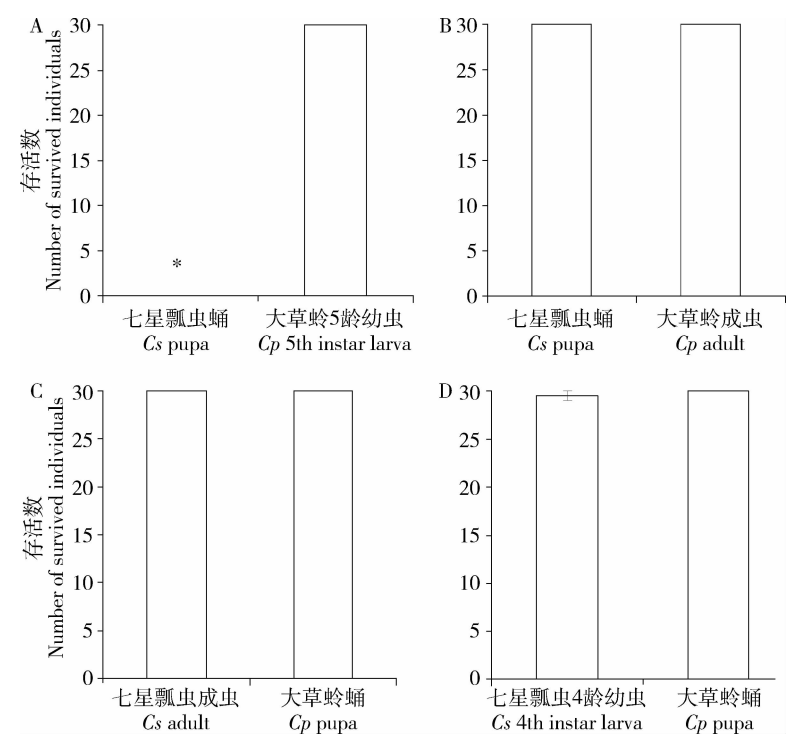


图 3 七星瓢虫与大草蛉之间对蛹的集团内捕食

Fig. 3 Intraguild predation on pupae between *Coccinella septempunctata* (Cs) and *Chrysopa pallens* (Cp)

2.2 大草蛉和七星瓢虫组合对棉蚜数量的控制作用

负二项分布模型分析表明,2 种捕食性天敌组合处理、调查时间及其互作均显著影响棉蚜密度随时间的变化趋势(似然比测验,捕食者: $\chi^2=6\,484.7$,

$P<0.001$;时间: $\chi^2=381.4$, $P<0.001$; 两因素互作: $\chi^2=2\,811.1$, $P<0.001$)。棉蚜密度随时间的变化趋势在捕食者配对处理之间表现出截然不同的趋势:在没有捕食性天敌存在(空白对照)下,棉蚜密度随时间而迅速增大(图 5: A);在大草蛉幼虫或

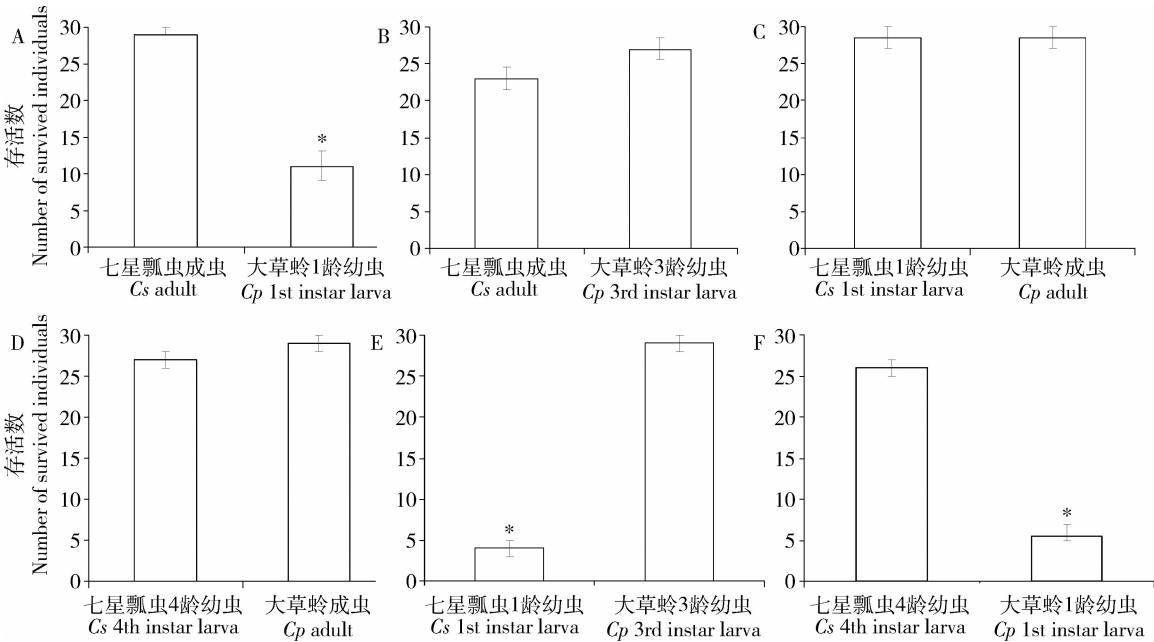


图4 七星瓢虫与大草蛉之间成虫和幼虫的集团内捕食

Fig. 4 Intraguild predation between larvae and adults of *Coccinella septempunctata* (Cs) and *Chrysopa pallens* (Cp)

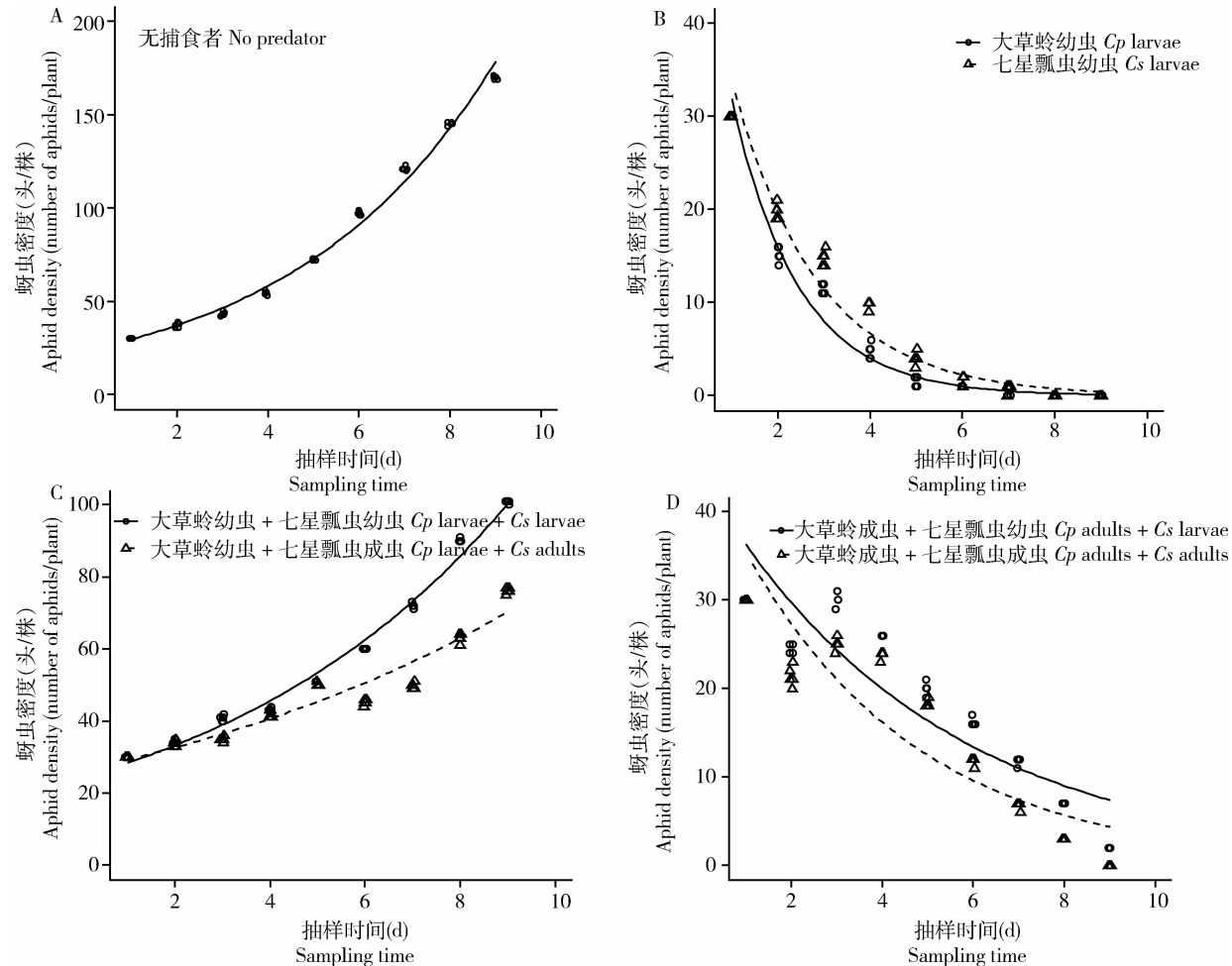


图5 大草蛉与七星瓢虫不同组配处理下棉蚜数量随时间的变化趋势

Fig. 5 Trends in *Aphis gossypii* abundance with time in different pairing treatments between *Coccinella septempunctata* (Cs) and *Chrysopa pallens* (Cp)

七星瓢虫幼虫单独存在下,棉蚜密度随时间而迅速下降(图 5: B);在大草蛉幼虫与七星瓢虫幼虫或成虫组配处理下,棉蚜密度随时间迅速增大(图 5: C);在大草蛉成虫与七星瓢虫幼虫或成虫组配处理下,棉蚜密度随时间而迅速减小(图 5: D)。

3 讨论

本研究发现,大草蛉与七星瓢虫的末龄与低龄幼虫组配下,末龄存活较多。该结果支持 Lucas (2005) 提出的“发育期假说”。但我们研究发现,在发育期相近的大草蛉与七星瓢虫组配(七星瓢虫成虫与大草蛉末龄幼虫组配,大草蛉成虫与七星瓢虫末龄幼虫组配)下,均未发生明显捕食效应。其原因可能是末龄幼虫与成虫势均力敌,故避免捕食就成为最适的对策。

我们的研究发现,当静止虫态卵和蛹在遭遇集团内捕食者时,虽然大草蛉 1 龄和末龄幼虫均捕食七星瓢虫卵,但大草蛉成虫未捕食七星瓢虫卵。有研究发现,瓢虫卵中含有生物碱毒素(Daloze *et al.*, 1995; Hemptinne *et al.*, 2000; Sloggett *et al.*, 2009a, 2009b),而且七星瓢虫卵中也含有生物碱(Kajita *et al.*, 2010)。所以,我们推测,大草蛉成虫可识别出七星瓢虫卵的生物碱,其幼虫不能识别。但需进一步研究为何大草蛉幼虫与成虫对七星瓢虫卵中的生物碱具有不同的反应。蛹是一个相对静止的虫态,在遭遇集团内其他捕食者时可能处于不利地位。对此,Locus(2005)将蛹与低龄幼虫一样看作为易于被捕食的阶段。但我们的观察与该预测不符,因为除了大草蛉末龄幼虫捕食七星瓢虫蛹外,蛹在其他组配处理中均不被捕食。蛹不被捕食的原因可能是,蛹作为暴露的静止虫态,具备一定的防卫特性,如坚韧的体壁(Ware and Majerus, 2008)、含有幼虫体壁毒素的残留物(Liu and Stansly, 1996),甚至本身含有毒素(Rossini *et al.*, 2000)。

关于集团内捕食是否有效抑制共有猎物-害虫数量的问题尚无一致结论,既有支持的证据(Snyder *et al.*, 2004),也有不支持的证据(Colfer and Rosenheim, 2001)。本研究发现,大草蛉与七星瓢虫之间的集团内捕食对棉蚜的控制作用取决于大草蛉的虫态:大草蛉幼虫参与的组合处理都使蚜虫密度增大;而大草蛉成虫参与的组合处理使蚜虫密度减小(与两种捕食性天敌幼虫单独存在时的作用相同)。由于本研究未做 2 种捕食者成虫单独存在时

的对照,故难以对成虫的表现做直接的推测,但根据该结果可间接推测:大草蛉幼虫是一个攻击性较强的捕食者(可能由于具有较大的上颚),其与七星瓢虫幼虫或成虫共处时会发生较强的集团内捕食,从而影响对蚜虫的控制效应。草蛉幼虫在面对瓢虫时的强势也出现在其他研究中(Lucas *et al.*, 1998; Noppe *et al.*, 2012),例如, Lucas 等(1998)研究发现,红唇草蛉 *Chrysoperla rufilabris* 的 3 龄幼虫可捕食体型更大的林氏瓢虫 *Coleomegilla maculata lengi* 的 4 龄幼虫。

本研究结果说明,当大草蛉与七星瓢虫之间在虫态(龄)相差较远时,晚期虫态常成为集团内捕食者;当虫态(龄)相近时,其地位取决于物种生物学特征。大草蛉与七星瓢虫共存时,集团内捕食是否干扰对蚜虫的抑制作用取决于大草蛉的起始虫态:若是幼虫,具有干扰作用;若是成虫,则无干扰作用。本研究结论为评估瓢虫与草蛉协同控蚜效应提供了参考依据,有必要在此基础上开展野外大田实验,深入研究捕食性天敌集团内捕食对蚜虫的控制作用。

致谢 感谢新疆师范大学教师祖母拉提·阿布都热依木和热依曼·阿迪在实验中给予的帮助。

参考文献 (References)

- Alipu N, Abuduroim Z, Ady R, Meng L, Li BP, 2014. Intraguild predation among predatory insects *Hippodamia variegata*, *Coccinella septempunctata* and *Chrysopa pallens* at different stages. *Acta Ecologica Sinica*, 34(22): 6560–6567. [阿力甫·那思尔, 祖母拉提·阿布都热依木, 热依曼·阿迪, 孟玲, 李保平, 2014. 多异瓢虫与七星瓢虫、大草蛉不同虫态间的集团内捕食. 生态学报, 34(22): 6560–6567]
- Amarasekare P, 2007. Trade-offs, temporal variation, and species coexistence in communities with intraguild predation. *Ecology*, 88(11): 2720–2728.
- Colfer RG, Rosenheim JA, 2001. Predation on immature parasitoids and its impact on aphid suppression. *Oecologia*, 126: 292–304.
- Daloze D, Braekman JC, Pasteels JM, 1995. Ladybird defense alkaloids: structural, chemotaxonomic and biosynthetic aspects (Col.: Coccinellidae). *Chemoecology*, 5(6): 173–183.
- Dixon AFG, 2000. Insect Predator-Prey Dynamics: Ladybird Beetles and Biological Control. Cambridge University Press, Cambridge. 257 pp.
- Griffen ML, Yeargan KV, 2002. Factors potentially affecting oviposition site selection by the lady beetle *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environ. Entomol.*, 31: 112–119.
- Guo WC, Xu JJ, He J, Hajitai B, 2000. A preliminary study of dispersal of natural enemies in cotton-grain mixing region in North Xinjiang. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 37(Suppl.): 119–122. [郭文超, 许建军, 何江, 白山·哈吉泰, 2000. 新疆北部粮棉混作生态区天敌群落转移规律的初步研究. 新疆农业科学, 37(增刊): 119–122]

- Harvey JA, Malcicka M, Ellers J, 2015. Integrating more biological and ecological realism into studies of multitrophic interactions. *Ecol. Entomol.*, 40(4): 349–352.
- Hemptinne JL, Magro A, Saladin C, Dixon AFG, 2012. Role of intraguild predation in aphidophagous guilds. *J. App. Entomol.*, 136(3): 161–170.
- Hemptinne JL, Lognay G, Gauthier C, Dixon AFG, 2000. Role of surface chemical signals in egg cannibalism and intraguild predation in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Chemoecology*, 10(3): 123–128.
- Janssen A, Sabelis MW, Magalhães S, Montserrat M, van der Hammen T, 2007. Habitat structure affects intraguild predation. *Ecology*, 88(11): 2713–2719.
- Kajita Y, Obrycki JJ, Sloggett JJ, Haynes KF, 2010. Intraspecific alkaloid variation in ladybird eggs and its effects on con- and hetero-specific intraguild predators. *Oecologia*, 163: 313–322.
- Kindlmann P, Houdková H, 2006. Intraguild predation; fiction or reality? *Popul. Ecol.*, 48: 317–322.
- Li BP, Tang XH, 1998. A research on the efficacy of natural enemies of the cotton aphid in cotton fields. *Journal of Xinjiang Agricultural University*, 21(4): 270–272. [李保平, 唐小海, 1998. 棉蚜天敌控害作用的研究. 新疆农业大学学报, 21(4): 270–272]
- Li HB, Wu KM, Xu Y, Yang XR, Yao J, Sun SL, Li XY, Jiang HY, 2008. Dynamic analysis of population of cotton aphids in the south of Xinjiang. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 45(4): 670–675. [李号宾, 吴孔明, 徐遥, 杨秀荣, 姚举, 孙世龙, 李祥烨, 姜海芸, 2008. 南疆地区棉田蚜虫种群数量动态研究. 新疆农业科学, 45(4): 670–675]
- Liu TX, Stansly PA, 1996. Morphology of *Nephaspis oculatus* and *Delphastus pusillus* (Coleoptera: Coccinellidae), predators of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 98: 292–300.
- Lucas É, Coderre D, Brodeur J, 1998. Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology*, 79(3): 1084–1092.
- Lucas É, 2005. Intraguild predation among aphidophagous predators. *Eur. J. Entomol.*, 102: 351–364
- Ma K, Hao S, Zhao H, Kang L, 2004. Intraguild predation in the insect communities. *Entomological Knowledge*, 41(3): 191–197. [马克争, 郝树广, 赵惠燕, 康乐, 2004. 昆虫群落中的集团内捕食作用. 昆虫知识, 41(3): 191–197]
- Noppe C, Michaud P, De Clercq P, 2012. Intraguild predation between lady beetles and lacewings; outcomes and consequences vary with focal prey and arena of interaction. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 105(4): 562–571.
- Peng YQ, Meng RX, Zhang DX, Zhang PF, Han YH, 2013. Cannibalism and intraguild predation of phytoseiid mites *Neoseiulus barkeri* and *Neoseiulus cucumeris*. *Chin. J. Ecol.*, 32(7): 1825–1831. [彭勇强, 孟瑞霞, 张东旭, 张鹏飞, 韩玉花, 2013. 两种植绥螨的同类相残和集团内捕食作用. 生态学杂志, 32(7): 1825–1831]
- Polis GA, Myers CA, Holt RD, 1989. The ecology and evolution of intraguild predation; potential competitors that eat each other. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 20: 297–330.
- R Core Team, 2014. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available online at: <http://www.R-project.org/>.
- Rosenheim JA, Kaya HK, Ehler LE, Marois JJ, Jaffee BA, 1995. Intraguild predation among biological-control agents: theory and evidence. *Biol. Control*, 5: 303–335.
- Rossini C, Gonzalez A, Farmer J, Meinwald J, Eisner T, 2000. Antiinsectan activity of epilachnene, a defensive alkaloid from pupae of Mexican bean beetles (*Epilachna varivestis*). *J. Chem. Ecol.*, 26(2): 391–397.
- Seagraves MP, 2009. Lady beetle oviposition behavior in response to the trophic environment. *Biol. Control*, 51: 313–322.
- Sloggett JJ, Haynes KF, Obrycki JJ, 2009a. Hidden costs to an invasive intraguild predator from chemically defended native prey. *Oikos*, 118: 1396–1404.
- Sloggett JJ, Obrycki JJ, Haynes KF, 2009b. Identification and quantification of predation; novel use of gas chromatography-mass spectrometric analysis of prey alkaloid markers. *Funct. Ecol.*, 23: 416–426.
- Snyder WE, Ballard SN, Yang S, Clevenger GM, Miller TD, Ahn JJ, Hatten TD, Berryman AA, 2004. Complementary biocontrol of aphids by the ladybird beetle *Harmonia axyridis* and the parasitoid *Aphelinus asychis* on greenhouse roses. *Biol. Control*, 30: 229–235.
- Straub CS, Snyder WE, 2006. Species identity dominates the relationship between predator biodiversity and herbivore suppression. *Ecology*, 87: 277–282.
- Wang S, Tan XL, Xu HX, Zhang F, 2012. Interspecific competition among three predacious ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Scientia Agricultura Sinica*, 45(19): 3980–3987. [王甦, 谭晓玲, 徐红星, 张帆, 2012. 三种捕食性瓢虫的种间竞争作用. 中国农业科学, 45(19): 3980–3987]
- Wang W, Yao J, Li HB, Zhang Y, Wang D, Ma GL, 2009. Occurrence of predators in different cotton fields in South Xinjiang. *Plant Protection*, 35(5): 43–47. [王伟, 姚举, 李号宾, 张瑜, 王东, 马国兰, 2009. 新疆麦棉间作布局及麦棉比例与棉田捕食性天敌发生的关系. 植物保护, 35(5): 43–47]
- Ware RL, Majerus MEN, 2008. Intraguild predation of immature stages of British and Japanese coccinellids by the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *BioControl*, 53(1): 169–188.
- Yang F, Wang Q, Lu YH, Xu JX, 2014. Intraguild predation of coccinellid species. *Chin. J. Biol. Control*, 30(2): 253–259. [杨帆, 王倩, 陆宴辉, 徐建祥, 2014. 瓢虫的集团内捕食作用. 中国生物防治学报, 30(2): 253–259]
- Yang HF, Ma Q, Xu Y, 2001. Natural enemy source pool of cotton fields and its protection and enhancement. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 38(1): 1–3. [杨海峰, 马祁, 徐遥, 2001. 新疆棉田天敌的源库及其保护与扩增. 新疆农业科学, 38(1): 1–3]
- Yang HF, Wang HZ, Ma Q, 1986. Dynamics of natural enemies of cotton pests and their effects on pests. *Journal of Xinjiang August-First Agricultural College*, 28: 39–45. [杨海峰, 王惠珍, 马祁, 1986. 新疆棉花害虫天敌的发生规律及控制效应. 八一农学院学报, 28: 39–45]
- Yano E, 2006. Ecological considerations for biological control of aphids in protected culture. *Popul. Ecol.*, 48: 333–339.
- Zheng CR, Liu XY, 1997. A note on aphid outbreaks in cotton fields of Xinjiang. *Plant Protection Technology and Extension*, 17(1): 12–13. [郑成锐, 刘小英, 1997. 新疆棉田蚜虫为害及原因浅析. 植保技术与推广, 17(1): 12–13]